DOI:10.13866/j.azr.2024.03.12

系统发育和植物功能性状对新疆木本植物开花物候变化的影响

廖 珂[1], 孙 楠[1], 李赛强[1], 孙喜庆[1], 罗 旭[1,2], 杨晓东[1,2,3]

(1. 宁波大学地理与空间信息技术系,浙江 宁波 315211; 2. 宁波大学东海研究院,浙江 宁波 315211;
3. 新疆大学资源与环境科学学院,新疆 乌鲁木齐 830046)

摘 要: 为揭示系统发育和植物功能性状对新疆木本植物开花物候的影响,以新疆乌鲁木齐、伊宁和喀什三地典型植物园或公园的木本植物为研究对象,利用系统发育信号值和系统发育广义最小二乘模型(Phylogenetic Generalized Least Squares, PGLS),探究开花物候分布特征、谱系保守性以及功能性状的贡献率。结果表明:(1) 新疆木本植物开花期集中在3月31日至4月20日,持续时间为(13.03±0.38) d。乔木、肉质果、彩色花和风媒植物分别比灌木、非肉质果、非彩色花和虫媒植物的开花早。(2) 亲缘关系越近的物种开花物候特征越相似,系统发育信号值Pagel's λ为0.67~0.74。(3) 果实类型、花色和传粉方式与开花物候最相关,解释度为17.4%~31.6%。本研究证明系统发育和植物功能性状均能影响新疆木本植物开花物候,研究结果对阐明干旱区生物多样性维持机制和虫植关系具有重要意义。

关键词: 开花物候; 系统发育; 植物功能性状; 花色; 果实类型; 木本植物

植物物候是指随气候和季节变化而发生的周期性生长发育事件,主要包括出芽、展叶、开花、结实、叶变色和落叶[1]。由于这些事件容易受到气候变化影响[2],因此植物物候变化在研究陆地生态系统对气候变化的响应时被誉为"矿井中的金丝雀"。自20世纪以来,全球变暖不断加剧导致植物物候显著提前[3-4],这种变化又会通过生殖竞争和物候生态位分化影响生物多样性、群落结构和功能。

开花物候是植物繁殖生活史上重要的性状,通过授粉、种子传播、萌发和种子定居等途径影响个体繁殖成功率和适应性[5-6]。相较众多的叶物候研究[7-9],当前对开花物候的研究相对不足。其内在原因是叶物候可利用低成本的遥感技术监测,而开花物候主要依赖于地面人工观测[10]。因此,阐明开花物候的变化规律及其驱动机制,在揭示全球气候变化对植物繁殖的影响和进一步分析植物群落功能演变等方面具有重要意义。

开花物候主要受气候影响,尤其是积温和光照[6,11]。但当前对于其是否还受其他因素影响备受争议[12-13]。"系统发育限制假说"认为,物种进化过程中亲缘关系越近,在性状保持上也越相似。开花物候作为重要的繁殖性状,亲缘关系越近的物种其开花时间也越接近[14-15]。这一点在现有研究中已得到证实。Chang-Yang等[16]在亚热带雨林中对46个物种的开花物候进行研究发现,亲缘关系近的物种倾向于在同一时间开花和结实。Du等[12]通过整理中国两万种被子植物历史花期资料也得出相似的结论。但同时也有研究表明系统发育与植物开花物候没有关系。譬如,Davies等[13]发现在热带雨林中,植物开花物候受系统发育的影响较小。CaraDonna等[17]研究表明北美地区60个物种败花时间和开花持续时间受系统发育的影响不显著。Boyle等[18]发现热带雨林林下野牡丹科和茜草科植物的开花物候与系统发育并无显著相关性。由于当前存在两种相互矛盾的研究结论,学术界对系统发育是否影响开花物候尚未有明确的定论。Swenson等[5]认为在全

收稿日期: 2023-07-27; **修订日期:** 2023-10-02
基金项目: 国家自然科学基金项目(31860111,41871031)
作者简介: 廖珂(1999-),女,硕士研究生,主要从事植物开花物候研究. E-mail: liao_19990712@163.com
通讯作者: 杨晓东. E-mail: xjyangxd@sina.com

球范围内还应开展更多工作对两者关系进行验证。

功能性状反映植物对生长环境的响应和适应,是植物个体和环境联系的桥梁。其是植物对生态系统结构、过程和功能产生一定影响的各种属性,包括根系、叶片、花、果实、种子等各方面的生理、解剖和形态特征[19]。现有研究发现,植物功能性状影响开花物候[20-21]。潜在原因可能是与繁殖成功率相关的功能性状通过影响开花所需的能量供给、授粉成功率等生态生理过程间接影响开花物候。许多学者称这一机制为"开花物候的功能性状影响假说"。这在以往研究中有所证实。在北温带林地中,由于果实发育需要更长时间,种子较大的物种开花时间会提前[22]。潜在个体较大(高度或体积)植物对温度变化更敏感,倾向于早开花[23],但相应会消耗较多的营养和能量使得开花持续时间趋向于缩短[24-25]。果实类型也对开花物候产生影响。肉质果的果肉比例高,需要的生长周期更长,因此相较干果更早开花[26]。但是,这些研究主要集中于环境优越的森林生境。在中高纬度的干旱半干旱区,受春季温度快速升高以及频繁气象波动(升温后的突然降温和雨霜雪引起的冻害)的影响,开花物候期较其他生境更短,因此功能性状是否对其有显著影响,当前并无充分论据佐证。

新疆地处中国西北亚欧大陆腹地,大多数物种在第四纪冰期之后出现。加上青藏高原隆起阻断当地植物与其他地区亲缘物种的基因交流,受空间隔离影响,物种在系统发育上趋向独立演化。同时新疆年均温和日均温较大,降水稀少,蒸发量大。这种极端环境下较强的"环境筛选"作用使得物种趋同进化出相似的特征。因此,系统发育可能对新疆木本植物开花物候的限制更大。相对其他地区,新疆春季温度的快速升高和频繁波动在一定程度上可能减弱功能性状对开花物候的影响。此外,由于开花物候的研究需要以地面站点观测数据为依托,新疆少有地面物候观测站点,这使得我国开花物候的研究主要集中在内地城市,系统发育和植物功能性状是否影响新疆植物开花物候尚不明晰。基于此,本文选择地理空间位置不同、存在微气候差异的3个城市的木本植物为研究对象,在连续几年对开花物候观测的基础上,探讨木本植物开花物候的分布特征、谱系保守性以及功能性状的贡献率。以期从繁殖属性和生态位分化方面揭示当地植物多样性和生态系统功能的维持机制,并深化物候学理论。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆乌鲁木齐、伊宁和喀什市。其中,乌鲁木齐市(42°45′~45°00′N,86°37′~88°58′E)位于新疆中部,年均温7.5 ℃,年均降水量194 mm,市区平均海拔800 m,夏季热而不闷,昼夜温差大。伊宁市(43°50′~44°09′N,80°04′~81°29′E)位于新疆西北边陲,地处伊犁河谷盆地中央,年均温10.5 ℃,年均降水量245.1 mm。相对新疆其他地区,伊宁市气候湿润温和,四季分明,光照充足,具有水土光热资源优势。喀什市(35°20′~40°18′N,73°20′~79°57′E)位于新疆西南部,塔里木盆地西缘,是中国最西部的边陲城市,年均温11.5 ℃,年均降水量66 mm,四季分明,光照时数长,且处于西风气流带,春夏两季频发沙尘和大风天气。尽管三地均为温带大陆性气候,但由于地形、高程等因素影响,不同地点局部气候存在差异。三地物候观测数据在一定程度上能反映新疆开花物候分布格局。

1.2 研究方法

1.2.1 *数据收集* 开花物候性状数据通过人工实地观测得到。性状包括始花时间、败花时间和开花持续时间。其中,始花时间为单株开花数达到个体花苞数25%以上的日期,败花时间为单株开花数小于总开花数10%的日期,开花持续时间为两者差值[27]。在观测时,每一木本物种分别选取3株生长状况良好且未经人工修饰的植株进行标记,每隔2~3 d对其物候学特征进行记录,具体方法参见《中国物候观测方法》[28]。常见乔木有梣叶槭(*Acer negundo*)、白榆(*Ulmus pumila*)、杏(*Prunus armeniaca*)、李子(*Prunus salicina*)、楸子(*Malus prunifolia*)、五角槭(*Acer mono*)等;常见灌木有红瑞木(*Cornus alba*)、欧洲荚蒾(*Viburnum opulus*)、红丁香(*Syringa villosa*)、金银忍冬(*Lonicera maackii*)、栓翅卫矛(*Euonymus phellomanus*)等。

三地观测点分别位于乌鲁木齐市植物园、伊犁师范大学和喀什人民公园,是3个城市木本植物分布较集中、物种数量较多的场所,利于物候的地面观测。乌鲁木齐开花物候观测时间在2018年3月

至2020年6月。伊宁和喀什两地观测时间为2019年3月下旬至6月下旬，缺少2020年的数据。本研究将三地数据作为实验重复，整体分析系统发育和功能性状对开花物候的影响，因此三地数据不匹配对分析结果的影响较小。

生活型、传粉方式、树高、花色和果实类型对开花过程的营养合成和资源分配、传粉成功率有直接或间接影响，被认为是影响开花物候的主要因素[29]。因此，本文选择以上5个指标来表征植物功能性状，分析其对开花物候的影响。木本植物的生活型分为乔木和灌木。传粉方式分为风媒和虫媒，两者的区别主要依据花色、花被和大小进行判断。虫媒植物花较大、花被片明显且颜色鲜艳；风媒植物花较小，无香味，雄蕊较多。通过查阅《中国植物志》[30]，本文研究的木本植物其传粉方式未涉及鸟媒和水媒。花色分为彩色系和非彩色系[26]。果实类型分为肉质果和非肉质果[30]。此外，由于金银忍冬和红丁香的花色为渐变色，在分析开花物候与功能性状的关系时不将其考虑在内。

1.2.2 数据处理与分析 本文利用Phylomatic和Phylocom软件构建系统发育树，通过计算Pagel's λ值判断物种系统发育对开花物候的影响。具体地，将三地调查到的物种科属信息输入Phylomatic和Phylocom软件中，以被子植物分类系统Ⅲ（APG Ⅲ）为基础自动构建物种的系统发育拓扑结构[31]。之后，在Phylocom软件中按照BLADJ算法[32]，根据分子及化石定年数据，拟合系统发育拓扑结构的分支结构，得到系统发育树[33]，并在iTOL软件中进行美化。利用Blomberg等提出的Brownian motion进化模型，检验系统发育信号[34]。这一模型得出的Pagel's λ值表示近亲之间性状相关性与特性进化的布朗运动模型相匹配的相对程度。Pagel's λ值介于0~1之间，越接近0代表无谱系发育信号，表明开花物候性状不具有谱系保守性[35]，换句话说，系统发育对开花物候没有影响。数值越接近1代表强谱系发育信号[34,36]，系统发育限制开花物候的变化。

此外，本文采用频数分析揭示新疆木本植物开花物候的分布特征。由于功能性状受到系统发育影响，两者又可以共同影响开花物候。因此利用系统发育广义最小二乘模型（Phylogenetic Generalized Least Squares，PGLS）排除系统发育对开花物候的影响后，分析植物功能性状与开花物候之间的关系。最后，将PGLS结果结合方差分解，探讨影响植物开花物候的主要驱动因子及其贡献率。

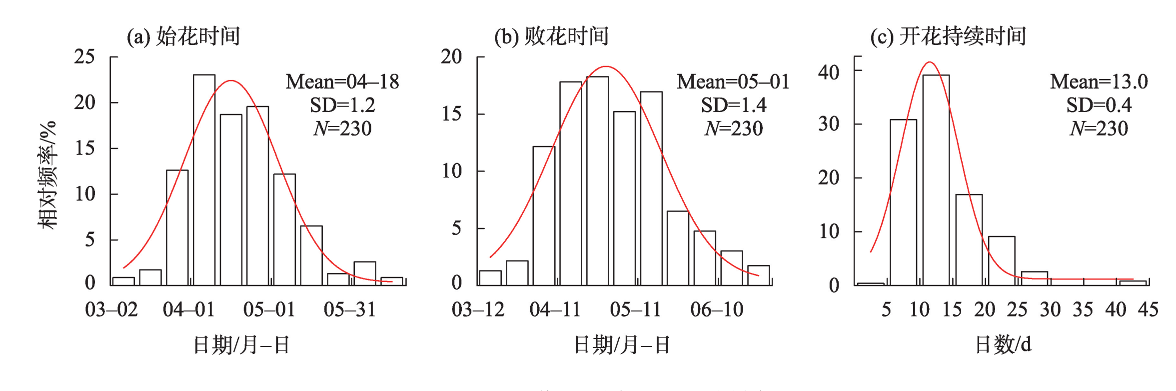
数据分析在R软件（https://www.r-project.org/）中进行。系统发育信号的计算通过R软件中的“Phytools”程序包完成[37]。方差分解和系统发育广义最小二乘回归分别在“hier.part”和“caper”程序包中完成[38-39]，采用Origin 2021绘图。

2 结果与分析

2.1 新疆木本植物开花物候的分布特征

共计调查120种木本植物的开花物候。其中，灌木41种，乔木79种，共涉及22科，55属。频数分析后发现，新疆木本植物的平均始花时间为4月18日±1.20 d（图1a），始花时间集中在3—4月。平均败花时间为5月1日±1.36 d（图1b），败花时间集中在4—5月。平均开花持续时间为（13.02±0.38）d（图1c），持续时间最长为43 d，最短为3 d。

开花物候在不同科属间存在差异（表1），其中，



注：Mean为平均值，SD为标准差，N为样本量。

图1 2018—2020年新疆木本植物开花物候的分布特征

Fig. 1 Distribution pattern of flowering phenology of woody plants in Xinjiang from 2018 to 2020

表1　3个观测点不同科属木本植物的开花物候

Tab. 1　The flowering phenology of different families and genera across three observation points

属	初始时间			败花时间			开花持续时间/d		
	乌鲁木齐	伊宁	喀什	乌鲁木齐	伊宁	喀什	乌鲁木齐	伊宁	喀什
榆属	04-05±2.6	-	03-14±3.3	04-14±3.0	-	03-21±4.5	8.8±0.6	-	7.0±5.7
杨属	04-11±3.3	03-11±0.7	03-20±5.5	04-25±2.8	03-25±0.4	03-27±7.0	14.0±3.9	14.0±0.3	11.5±1.7
栎属	05-09±1.2	03-08±0.5	-	05-25±2.0	03-22±0.4	-	16.0±2.2	14.0±0.2	-
刺槐属	05-06±3.7	04-23±0.5	04-29±5.3	05-21±5.2	05-11±1.0	05-08±7.1	13.0±3.0	18.5±1.5	9.0±2.6
盐肤木属	06-10±0.7	05-17±0.3	-	06-25±0.3	06-08±0.4	-	15.0±0.3	22.0±0.6	-
丁香属	05-07±6.7	04-04±0.5	04-05±1.0	05-24±7.1	04-19±1.0	04-13±2.0	16.0±2.0	15.5±0.5	8.0±1.0
蔷薇属	05-03±2.9	-	05-16±12.7	05-19±4.9	-	05-28±11.0	14.0±2.2	-	12.0±1.7
珍珠梅属	-	06-04±0.3	-	-	06-18±0.5	-	-	13.0±0.3	-
玉兰属	04-16±2.5	03-27±2.7	-	04-25±4.5	04-04±2.0	-	9.0±2.0	8.0±1.5	-
卫矛属	05-26±5.0	04-25±0.0	05-03±3.3	06-14±1.5	06-07±0.3	05-13±3.4	20.0±6.5	13.0±0.3	9.0±2.8
连翘属	04-12±5.7	03-27±0.5	03-28±0.7	05-01±8.7	04-22±0.4	04-09±4.2	20.0±4.9	26.0±0.8	21.0±5.4
小檗属	05-01±2.0	04-20±0.5	04-04±0.5	05-21±6.0	05-03±0.0	04-14±6.0	19.0±4.0	15.0±1.0	10.5±0.5

注:数据表达为Mean±SD。"-"表示没有相关数据。

榆属(*Ulmus*)、杨属(*Populus*)和栎属(*Quercus*)始花和败花较早;相反,刺槐属(*Robinia*)、盐肤木属(*Rhus*)、丁香属(*Syringa*)、蔷薇属(*Rosa*)和珍珠梅属(*Sorbaria*)始花和败花时间较晚。对于开花持续时间,榆属、李属(*Prunus*)、杨属、槭属(*Acer*)和玉兰属(Y*ulania*)持续时间较短,而卫矛属(*Euonymus*)、连翘属(*Forsythia*)和小檗属(*Berberis*)时间较长。

2.2　系统发育与开花物候的关系

根据三地木本植物的种间系统发育关系,构建出系统发育树(图2)。系统发育保守性计算结果表明,新疆木本植物开花物候性状(始花时间、败花时间和开花持续时间)的发育信号值Pagel's λ为0.67~0.74(P<0.01)(表2)。数值远大于0,较接近于1,表明开花物候性状表现出较强的系统发育信号。说明新疆木本植物开花物候受遗传因素的影响显著。谱系距离越近的物种,开花物候的相似程度越高。

2.3　植物功能性状与开花物候的关系

PGLS分析结果见图3。排除系统发育的影响后,功能性状对始花时间、败花时间和开花持续时间的R^2分别为0.57、0.64和0.32,P-value均小于0.01。

植物功能性状影响木本植物的开花物候。具体地,对于生活型,乔木的始花时间(df=1,F=91.63)和败花时间(df=1,F=62.83)均显著早于灌木(P<0.01),但前者开花持续时间显著短于后者(df=1,F=28.27)(P<0.01)(图3a、图3b和图3c)。对于传粉方式,风媒植物的始花时间(df=1,F=178.73)和败花时间(df=1,F=332.8)显著早于虫媒植物(P<0.01),但前者开花持续时间相较于后者更短(df=1,F=53.02)(P<0.01)(图3d、图3e和图3f)。对于花色,彩色系植物始花时间(df=1,F=129.35)和败花时间(df=1,F=202.78)显著早于非彩色系植物(P<0.01),且前者开花持续时间也长于后者(df=1,F=24.13)(P<0.01)(图3g、图3h和图3i)。对于果实类型,肉质果的始花时间(df=1,F=135.61)和败花时间(df=1,F=105.07)显著早于非肉质果(P<0.01),且前者开花持续时间显著长于后者(df=1,F=16.17)(P<0.01)(图3j、图3k和图3l)。对于树高,木本植物的树高与始花时间(df=1,F=43.5)、败花时间(df=1,F=104.18)和开花持续时间(df=1,F=112.14)均存在显著负相关关系(P<0.01)(图3m、图3n和图3o)。树高越高,木本植物的始花时间和败花时间会提前,开花持续时间会相应缩短。

方差分解结果表明,不同功能性状对开花物候的贡献率存在差异(图4)。具体地,果实类型对始花时间的贡献率最高(31.6%),其次是花色(29.3%)、传粉方式(17.4%)和生活型(17%),树高影响最小,仅为4.7%(图4a)。对于败花时间,植物功能性状贡献率的排序为:果实类型(33%)>生活型(24.3%)>花色(21.6 %)>传粉方式(16.9%)>树高(4.2%)(图4b)。对于开花持续时间,植物功能性状贡献率的排序为:生活型(58.6%)>果实类型

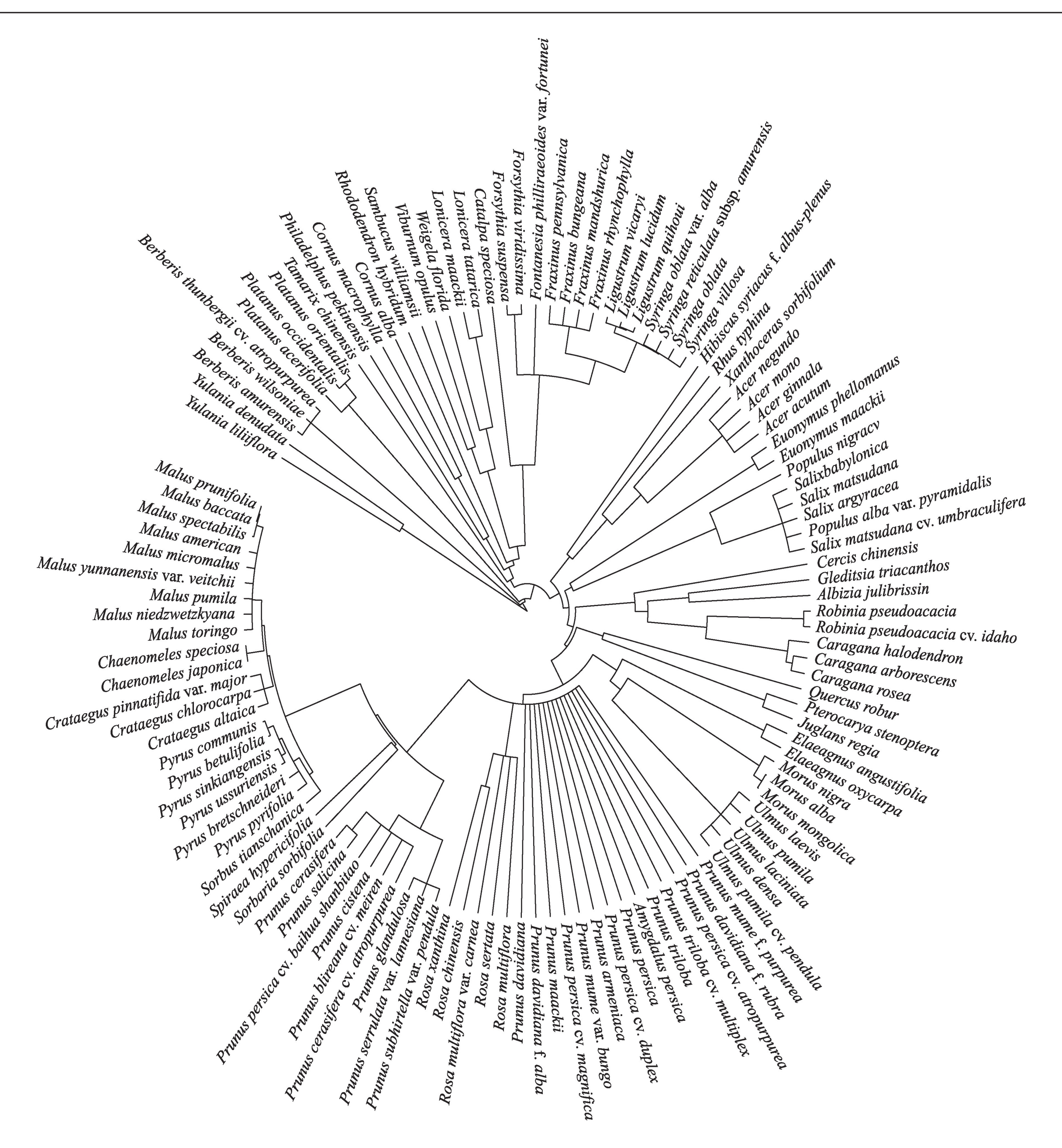


图2 3个观测点所有木本植物的系统发育树

Fig. 2 Phylogenetic trees of all woody plants across three observation points

表2 木本植物开花物候特征系统发育信号值

Tab. 2 Phylogenetic signals of flowering phenology of woody plants

开花物候特征	Pagel's λ	*P-value*
始花时间	0.73	<0.01
败花时间	0.74	<0.01
开花持续时间	0.67	<0.01

(29.4%)>传粉方式(7.8%)>树高(3.3%)>花色(0.9%)(图4c)。

3 讨 论

3.1 新疆木本植物开花物候的分布特征

新疆木本植物始花时间集中在3—4月。榆属和杨属等开花物候相对较早,而刺槐属和盐肤木属等较晚。开花较早可能与冷激温度有关。这一点也在前人研究中得到证实[40]。榆属和杨属多为落叶乔木,乔木层对春季温度升高的反应更灵敏,对冷激温度的需求较低。由于春季气温长期变暖的趋势,使得乔木层的物种能较早满足开花所需的低温累积需求,一旦早春环境温度接近其最佳生理范

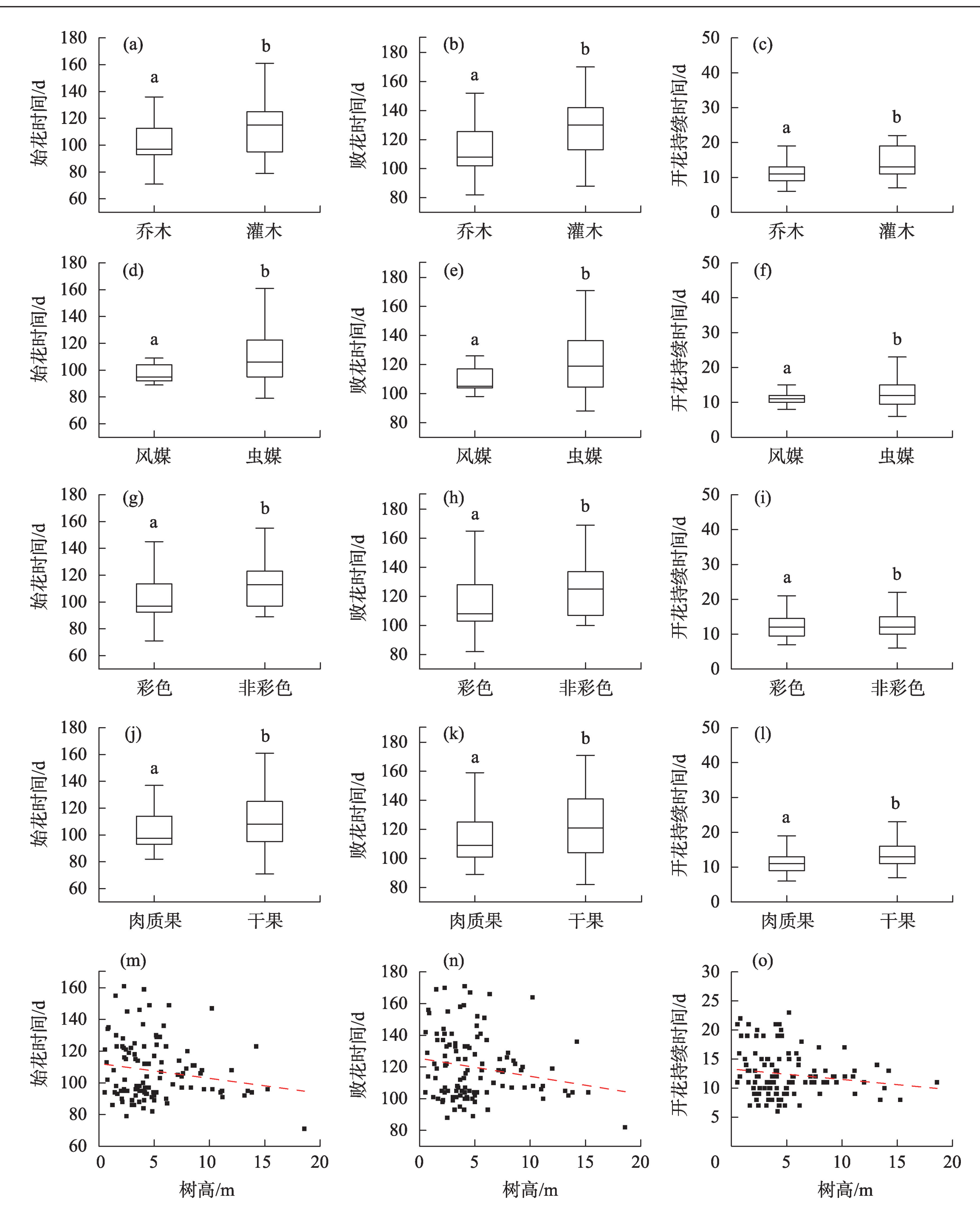


图3　不同植物功能性状与开花物候的系统发育广义最小二乘法回归结果

Fig. 3　Generalized least squares regression results of functional traits against flowering phenology

围时，就会迅速激活生殖组织，提前开花[6]。本文结果发现，榆属、李属和杨属等开花持续时间较短，而卫矛属和连翘属等较长。产生差异的主要原因是开花时间较短、较集中的科属植物为乔木，其个体较大，养分会倾向于自身生长而不是繁殖生长，因而导致开花持续时间较短。相反，开花持续时间较长的植物多为灌木，个体较小，会分配更多养分延长繁殖生长，增加其授粉成功率。此外，在自然界，尤其是森林生态系统中，灌木一般生长在林下郁闭环境中，以风媒为主导的物种会通过延长开花持续时间增加授粉成功率。本文结果还发现，开花持续时间的标准差明显比始花时间和败花时间小。表明其分布较始花时间和败花时间集中，推测可能是植物繁殖上资源投资与收益间权衡的结果。一方

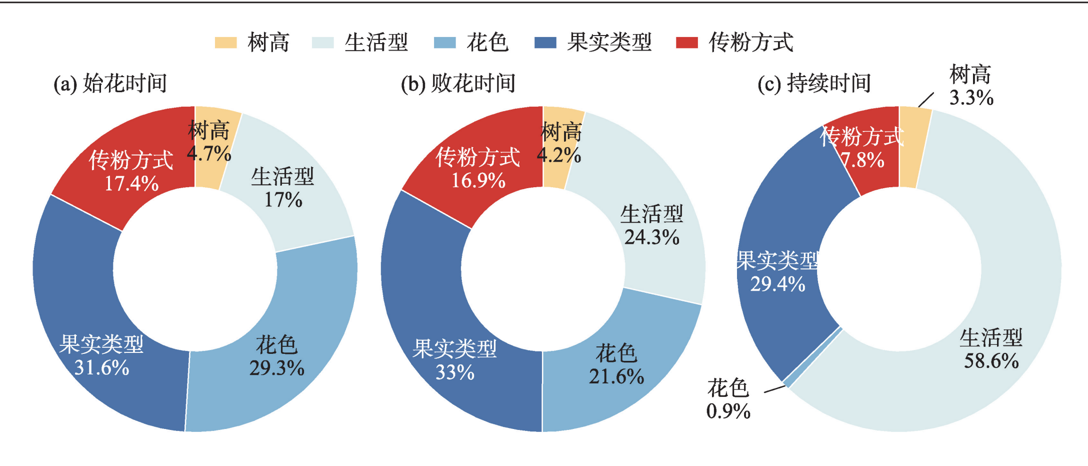


图4 不同植物功能性状对开花物候变化的贡献

Fig. 4 Contributions of different functional traits to the change in flowering phenology

面，植物延长开花持续时间会增加其授粉率和植物繁殖适合度；另一方面，开花持续时间的延长需要消耗植物体自身的资源，植物不可能无限制地延长其开花时间。因此，在长期进化过程中，一个地区相似的环境条件使得本地植物趋同进化，形成一个较为稳定的、适合本地环境并能取得最大繁殖受益的开花持续时间。

3.2 新疆木本植物开花物候与系统发育的关系

新疆木本植物开花物候特征有较强的系统发育信号，受到谱系保守性的限制。说明亲缘关系越近的木本植物，其开花时间越相似[41-42]。乌鲁木齐、伊宁和喀什最远距离超过1800 km，在区域上属于较大尺度。一般认为，在大尺度上，物种所处的生境条件差别明显，会减弱系统发育对开花物候的限制性。但本文研究结果有所不同。一方面，可能是严酷生境的筛选导致性状的发育呈保守性。根据生态位保守假说，可以推测出，干旱和寒冷地区的物种，相较温暖湿润地区，在系统发育上更聚集，分支年龄更年轻[43]。另一方面，可能与新疆物种的特殊演化有关。青藏高原在距今2500万年到2000万年前快速隆起，新疆境内及周边地区其他山脉的出现，在地理上阻碍本地物种和其他地区物种的基因交流。此外，“三山夹两盆”的地形使得来自海洋的水汽被山脉阻挡，难以深入腹地，大部分地区气候变得干燥[44]。这种环境限制日益加剧物种独立演化。因此，尽管三地空间跨度大，但亲缘种之间却拥有相似的遗传基础[45]。由于亲缘关系相近的物种具备相似的环境适应性，故其生境条件相似，最终使得亲缘关系相近的物种聚集，从而表现出系统发育对开花物候的限制作用[46]。

3.3 新疆木本植物开花物候与植物功能性状的关系

新疆木本植物的开花物候与植物功能性状密切相关。生活型、花色、果实类型和传粉方式是始花时间和败花时间的主要驱动因子。非彩色系植物始花时间和败花时间相较彩色系更晚。花色是植物适应传粉方式的一种策略。彩色系植物颜色较为鲜艳，能够吸引传粉者，而传粉者会通过花色估计花的温度，有偏好地选择较温暖鲜艳的花朵采蜜[47]。在落叶林中，生物传粉的木本植物会在春季展叶之前开花，而非生物传粉的植物开花时间和展叶期相近。这是因为彩色相对叶片的绿色，色彩差别不大。开花和展叶同时发生会减小昆虫的传粉成功率。另外，开花物候的变化也与当地气候条件有关[48]。风媒植物始花时间和败花时间早于虫媒植物。新疆受大陆性气候控制，早春盛行西风。较高频次的西风利于风媒植物传粉，这种优势通过长期进化筛选并增强，使得较早开花的主要为风媒植物。肉质果植物始花时间和败花时间要早于非肉质果。肉质果植物种子较大，生长发育所需时间相较于非肉质果更长，为了能增加繁殖成功率会倾向于早开花[49]。同时，新疆处于温带地区，与热带地区相比，植物生长季会缩短，一般会选择提前开花来积攒能量[50]。除上述影响外，生活型和树高也影响开花物候，两者均反映了植物在空间生态位上的分化。树高越高的植物更容易感受到春季温度变化，获得较低的冷激温度，较早开花。

同时，果实类型对始花时间和败花时间的贡献率较高，表明开花是影响植物是否繁殖成功的核心属性。植物开花的目的是取得最大繁殖适合度，或者说具有最多生存的后代个数。本文调查对象以

被子植物为主,主要依靠种子传播。在开花授粉结实后,种子成功率与繁殖适合度最为相关,因而果实类型对开花物候解释的贡献度最大[51]。另外,生活型也对开花物候变化的解释贡献度较大。生活型与植物资源获取有关,乔木在光资源获取和传粉上的优势使其在繁殖竞争上相对灌木更有优势。此外,开花持续时间受功能性状的影响低于始花时间和败花时间。这可能是植物繁殖投资和营养生长投资权衡的结果。植物为提高繁殖成功率,需投资营养延长开花持续时间,但同时减少了生长投资。这种平衡关系可能使得开花持续时间维持在一个保证繁殖成功率的最低范围内。由于这个最低范围与当期环境条件,尤其是气候有关,同一地区相似的微气候的环境筛选作用使得开花物候在种间差异不大。

此外,本文还存在以下不足:在分析系统发育和植物功能性状对开花物候的影响时,没有排除气候因子的影响。气候被认为是影响物候变化最主要的因素。在未来研究中,厘清开花物候在大尺度变化的原因还需综合分析气候、系统发育和植物功能性状的影响。

4 结 论

本文基于系统发育广义最小二乘模型和方差分解,探讨系统发育和植物功能性状是否影响新疆木本植物开花物候,得出以下结论:(1) 新疆木本植物的开花时间主要集中在3—4月,开花持续时间集中在5~15 d。相对其他湿润地区,较严酷的环境条件使得新疆开花物候期较短。(2) 新疆木本植物受到系统发育限制,使其开花物候特征较为近似。(3) 排除系统发育影响后,新疆木本植物的开花物候亦会受植物功能性状影响。其中,传粉方式、花色和果实类型是影响开花物候变化的主要功能性状的驱动因子。本文研究成果有助于深入理解物候变化的生物学机制,对丰富物候学理论具有重要意义。

参考文献(References):

[1] 竺可桢. 中国近五千年来气候变迁的初步研究[J]. 中国科学, 1973(2): 168-189. [Zhu Kezhen. A preliminary study on climate change in China during the past 5000 years[J]. Scientia Sinica, 1973(2): 168-189.]

[2] Fitter A H, Fitter R S R. Rapid changes in flowering time in British plants[J]. Science, 2002, 296(5573): 1689-1691.

[3] Bock A, Sparks T H, Estrella N, et al. Changes in first flowering dates and flowering duration of 232 plant species on the island of Guernsey[J]. Global Change Biology, 2014, 20(11): 3508-3519.

[4] Wang Y, Yang X D, Ali A, et al. Flowering phenology shifts in response to functional traits, growth form, and phylogeny of woody species in a desert area[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 536.

[5] Swenson N G. The assembly of tropical tree communities the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses[J]. Ecography, 2013, 36(3): 264-276.

[6] Rosbakh S, Hartig F, Sandanov D V, et al. Siberian plants shift their phenology in response to climate change[J]. Global Change Biology, 2021, 27(18): 4435-4448.

[7] Gill A L, Gallinat A S, Sanders-DeMott R, et al. Changes in autumn senescence in Northern Hemisphere deciduous trees: A meta-analysis of autumn phenology studies[J]. Annals of Botany, 2015, 116(6): 875-888.

[8] 李瑞, 单立山, 解婷婷, 等. 典型荒漠灌木叶片功能性状特征随降水梯度的变化研究[J]. 干旱区研究, 2023, 40(3): 425-435. [Li Rui, Shan Lishan, Xie Tingting, et al. Variation in the leaf functional traits of typical desert shrubs under precipitation gradient[J]. Arid Zone Research, 2023, 40(3): 425-435.]

[9] 焦亮, 关雪, 刘雪蕊, 等. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应[J]. 干旱区研究, 2020, 37(1): 202-211. [Jiao Liang, Guan Xue, Liu Xuerui, et al. Functional traits of *Phragmites australis* leaves and response to soil environmental factors in inland river wetland[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(1): 202-211.]

[10] 郑景云, 葛全胜, 郝志新. 气候增暖对我国近40年植物物候变化的影响[J]. 科学通报, 2002, 47(20): 1582-1587. [Zheng Jingyun, Ge Quansheng, Hao Zhixin. The effect of climate change on plant phenology in late 40 years in China[J]. Science Bulletin, 2002, 47(20): 1582-1587.]

[11] Sun S C, Frelich L E. Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species [J]. Journal of Ecology, 2011, 99(4): 991-1000.

[12] Du Y, Mao L, Queenborough S A, et al. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China[J]. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24(8): 928-938.

[13] Davies T J, Wolkovich E M, Kraft N J B, et al. Phylogenetic conservatism in plant phenology[J]. Journal of Ecology, 2013, 101(6): 1520-1530.

[14] 李兰平. 青藏高原东部高寒草甸植物开花物候研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2016. [Li Lanping. The Study of Flowering Phenology of Alpine Plants on Eastern Tibetan Plateau[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2016.]

[15] 胡小丽, 张杨家豪, 米湘成, 等. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花物候: 气候因素、系统发育关系和功能性状的影响[J]. 生物多样性, 2015, 23(5): 601-609. [Hu Xiaoli, Zhang Yangjiahao, Mi Xiangcheng, et al. Influence of climate, phylogeny, and func-

tional traits on flowering phenology in a subtropical evergreen broad-leaved forest, East China[J]. Biodiversity Science, 2015, 23 (5): 601-609.]

[16] Chang-Yang C H, Lu C L, Sun I F, et al. Flowering and fruiting patterns in a subtropical rain forest, Taiwan[J]. Biotropica, 2013, 45(2): 165-174.

[17] CaraDonna P J, Inouye D W. Phenological responses to climate change do not exhibit phylogenetic signal in a subalpine plant community[J]. Ecology, 2015, 96(2): 355-361.

[18] Boyle W A, Bronstein J L. Phenology of tropical understory trees: Patterns and correlates[J]. Revista de Biologia Tropical, 2012, 60 (4): 1415-1429.

[19] Kattge J, Sandel B. TRY plant trait database-enhanced coverage and open access[J]. Global Change Biology, 2020, 26(9): 5343.

[20] Panchen Z A, Primack R B, Nordt B, et al. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy[J]. New Phytologist, 2014, 203(4): 1208-1219.

[21] Konig P, Tautenhahn S, Cornelissen J H C, et al. Advances in flowering phenology across the Northern Hemisphere are explained by functional traits[J]. Global Ecology and Biogeography, 2018, 27 (3): 310-321.

[22] Navarro T, Oualidi J E, Taleb M S. Relationship between seed size and related functional traits in North Saharan *Acacia woodlands* [J]. Plant Ecology and Evolution, 2018, 151(1): 87-95.

[23] Arceo-Gómez G, Schroeder A, Albor C, et al. Global geographic patterns of heterospecific pollen receipt help uncover potential ecological and evolutionary impacts across plant communities worldwide[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 8086.

[24] 邹嘉琪, 何秉宇, 陈静, 等. 伊宁市木本植物开花物候特征及其与环境因子关系研究[J]. 安徽农业科学, 2021, 49(16): 75-81. [Zou Jiaqi, He Bingyu, Chen Jing, et al. Study on the flowering phenology of woody plants and its relationship with environmental factors in Yining City[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2021, 49(16): 75-81.]

[25] 杨晓东, 姬盼盼, 热依沙, 等. 31种木本植物开花物候与系统发育的关系[J]. 生态学报, 2018, 38(3): 1003-1015. [Yang Xiaodong, Ji Panpan, Re Yisha, et al. Relationship between flowering phenology and phylogeny in 31 woody plants of Urumqi, Xinjiang [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(3): 1003-1015.]

[26] 梁颖怡, 庞学群, 王艇. 果实类型多样性的形成机制和进化[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 912-924. [Liang Yingyi, Pang Xuequn, Wang Ting. Mechanism and evolution of fruit type diversity[J]. Plant Science Journal, 2017, 35(6): 912-924.]

[27] 祖元刚, 毛子军, 袁晓颖, 等. 白桦的开花时间及生殖构件的数量与树龄和树冠层次的关系[J]. 生态学报, 2000, 20(4): 673-677. [Zu Yuangang, Mao Zijun, Yuan Xiaoying, et al. The blooming and production of reproductive modules in relation to tree age and their position within crowns in *Betula platyphylla*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(4): 673-677.]

[28] 宛敏渭, 刘秀珍. 中国物候观测方法[M]. 北京: 科学出版社, 1979. [Wan Minwei, Liu Xiuzhen. Phenological Observation Methods in China[M]. Beijing: Science Press, 1979.]

[29] Medina-Alonso M G, Navas J F, Cabezas J M, et al. Differences on flowering phenology under Mediterranean and subtropical environments for two representative olive cultivars[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 180(45): 104239.

[30] 中国科学院中国植物志编委会. 中国植物志: 第七卷[M]. 北京: 科学出版社, 1978. [Editorial Committee of the Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China: Vol. 7[M]. Beijing: Science Press, 1978.]

[31] Webb C O, Donoghue M J. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics[J]. Molecular Ecology Notes, 2005, 5(1): 181-183.

[32] Wikström N, Savolainen V, Chase M W. Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree[J]. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 2001, 268(1482): 2211-2220.

[33] Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution [J]. Bioinformatics, 2008, 24(18): 2098-2100.

[34] Blomberg S P, Garland T, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile[J]. Evolution, 2003, 57(4): 717-745.

[35] Münkemüller T, Lavergne S, Bzeznik B, et al. How to measure and test phylogenetic signal[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2012, 3(4): 743-756.

[36] 王诗韵, 吕光辉, 蒋腊梅, 等. 不同尺度下艾比湖典型植物群落功能多样性和系统发育多样性研究[J]. 生态环境学报, 2020, 29(5): 889-900. [Wang Shiyun, Lv Guanghui, Jiang Lamei, et al. Multi-scale analysis on functional diversity and phylogenetic diversity of typical plant community in Ebinur Lake[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2020, 29(5): 889-900.]

[37] Revell L J. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things)[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2012, 3(2): 217-223.

[38] Orme D, Freckleton R, Thomas G, et al. The caper package: Comparative analysis of phylogenetics and evolution in R[J]. R package version, 2013, 5(2): 1-36.

[39] Nally R M, Walsh C J. Hierarchical partitioning public-domain software[J]. Biodiversity and Conservation, 2004, 13(3): 659-660.

[40] Heberling J M, MacKenzie C M, Fridley J D, et al. Phenological mismatch with trees reduces wildflower carbon budgets[J]. Ecology Letters, 2019, 22(4): 616-623.

[41] 侯嫚嫚, 李晓宇, 王均伟, 等. 长白山针阔混交林不同演替阶段群落系统发育和功能性状结构[J]. 生态学报, 2017, 37(22): 7503-7513. [Hou Manman, Li Xiaoyu, Wang Junwei, et al. Phylogenetic development and functional structures during successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai Mountains, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37 (22): 7503-7513.]

[42] 卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 等. 沿海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构[J]. 生物多样性, 2014, 22(4): 438-448. [Lu Mengmeng, Huang Xiaocui, Ci Xiuqin, et al. Phylogenetic community structure of subtropical forests along elevational gradients in Ailao Mountains of Southwest China[J]. Biodiversity Science, 2014, 22(4): 438-448.]

[43] Wang T, Ottle C, Peng S S, et al. The influence of local spring tem-

perature variance on temperature sensitivity of spring phenology [J]. Global Change Biology, 2014, 20(5): 1473–1480.

[44] 董翰林, 王文婷, 谢云, 等. 新疆气候干湿变化特征及其影响因素[J]. 干旱区研究, 2023, 40(12): 1875–1884. [Dong Hanlin, Wang Wenting, Xie Yun, et al. Climate dry-wet conditions, changes, and their driving factors in Xinjiang[J]. Arid Zone Research, 2023, 40(12): 1875–1884.]

[45] 陶泽兴, 葛全胜, 王焕炯. 1963—2018年中国垂柳和榆树开花始期积温需求的时空变化[J]. 地理学报, 2020, 75(7): 1451–1464. [Tao Zexing, Ge Quansheng, Wang Huanjiong. Spatio-temporal variations in the thermal requirement of the first flowering dates of *Salix babylonica* and *Ulmus pumila* in China during 1963 to 2018[J]. Acta Geographica Sinica, 2020, 75(7): 1451–1464.]

[46] Richardson A D, Keenan T F, Migliavacca M, et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 169(50): 156–173.

[47] Dyer A, Whitney H, Arnold S, et al. Bees associate warmth with floral colour[J]. Nature, 2006, 442(7102): 525.

[48] Dowding P. Wind pollination mechanisms and aerobiology[J]. International Review of Cytology, 1987, 107(8): 421–437.

[49] Du Y J, Mao L F, Queenborough S A, et al. Macro-scale variation and environmental predictors of flowering and fruiting phenology in the Chinese angiosperm flora[J]. Journal of Biogeography, 2020, 47(11): 2303–2314.

[50] Ting S, Hartley S, Burns K C. Global patterns in fruiting seasons [J]. Global Ecology and Biogeography, 2008, 17(5): 648–657.

[51] 热依拉穆·麦麦提吐尔逊, 哈里布努尔, 艾沙江·阿不都沙拉木. 异质生境下黑果枸杞异形果实的种子休眠及萌发特性[J]. 干旱区研究, 2023, 40(7): 1152–1163. [Reyilamu Maimaituerxun, Halibunuer, Aysajan Abdusalam. Seed germination and dormancy traits of fruit heteromorphism species *Lycium ruthenicum* in an elevational heterogeneity environment[J]. Arid Zone Research, 2023, 40(7): 1152–1163.]

Phylogeny and functional traits affect the changes in flowering phenology across woody species in Xinjiang

LIAO Ke[1], SUN Nan[1], LI Saiqiang[1], SUN Xiqing[1], LUO Xu[1,2], YANG Xiaodong[1,2,3]

(1. Department of Geography and Spatial Information Techniques, Ningbo University, Ningbo 315211, Zhejiang, China; 2. Donghai Institute, Ningbo University, Ningbo 315211, Zhejiang, China; 3. College of Resource and Environment Sciences, Xinjiang University, Urumqi 830046, Xinjiang, China)

Abstract: This study aimed to determine whether systematic development and functional traits affect the changes in flowering phenology across woody plants in the Xinjiang Uygur Autonomous Region. Thus, in this study, a botanical garden or park in Urumqi, Yining, and Kashgar was selected as the research object, and then the flowering phenological traits of 120 woody species as well as plant functional traits were observed and collected. The systematic development signals and a generalized least squares model of systematic development were used to study phenological conservation and the impact of plant functional traits on flowering phenology. Results show that the flowering phenology of woody plants was mainly concentrated from March 31 to April 20, with a flowering duration of (13.03±0.38) d. Trees, fleshy fruit, colored flowers, and wind-borne plants have earlier flowering phenology than shrubs, non-fleshy fruit, non-colored flowers, and insect-borne plants, respectively. (2) The phylogenetic signals (Pagel's λ) of three flowering phenological traits ranged from 0.67 to 0.74, indicating that phylogenetic development constrained the flowering phenology of woody species. (3) Fruit type, flower color, and pollination mode were the main functional traits driving changes in flowering phenology, with a contribution rate of 17.4%–31.6%. The results of this study indicate that systematic development and functional traits affect the changes in flowering phenology across woody plants, which has deepened the phenological theory and is of great importance for elucidating the mechanism of biodiversity maintenance and insect-plant relationships in arid areas.

Keywords: flowering phenology; phylogeny; plant functional traits; flower color; fruit type; woody plant